© Biologiezentrum Linz, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Stapfia 28	29 - 51	28. 12. 1992

Primitive Blütenstände bei primitiven Angiospermen?

FOCKO WEBERLING, Ulm

Die Frage, in welcher Weise sich die Blütenstände der Angiospermen entwickelt haben könnten, und welche Formen allenfalls als Ausgangsformen gelten dürften, ist oft gestellt worden. Zwar gibt es einige schlüssig erscheinende Antworten, doch konnte bisher keine von ihnen hinreichend empirisch begründet werden. Es liegt nahe, die zur Begründung geeigneten Befunde bei den sogenannten "primitiven" Angiospermen zu suchen, also - nach unserer heutigen Sicht - im Verwandtschaftsbereich der *Magnoliales* und der *Dilleniales* im weiteren Sinne.

Da ich mich seit nunmehr 40 Jahren unter anderem auch mit den Blütenstandsformen in den verschiedensten Bereichen des Angiospermensystems befasse, ist die Frage, welches denn nun die "primitiven Blütenstände" seien, natürlich auch des öfteren an mich gerichtet worden, ohne daß ich mehr als einige Hinweise auf die schon von anderen formulierten brauchbaren Hypothesen geben konnte. Da ich nun aber im Laufe der Infloreszenzuntersuchungen der Angiospermenfamilien ohnedies auch die Infloreszenzen der *Magnoliales* und *Dilleniales* zu bearbeiten hatte, bot sich die Gelegenheit, einige der Sachverhalte zu prüfen, die in den verschiedenen Hypothesen eine Rolle spielen (vgl. WEBERLING 1988). Inzwischen konnten wir die früher gewonnenen Ergebnisse bestätigen und erweitern.

Im wesentlichen sind es zwei Hypothesen, die eine Prüfung lohnend erscheinen lassen; die von PARKIN (1914) und PILGER (1921):

Nach der Auffassung von PARKIN, die in mancher Hinsicht an ST. HILAIRE (1840: 276) anknüpft, kommt als Ausgangspunkt für die Entwicklung der Blütenstände eine terminale Einzelblüte am Abschluß eines längeren laubigen Triebes in Betracht: "From a comparative study it seems highly probable that flowers were originally borne on the plant singly, each terminal to a leafy shoot ..." und weiter: "From such a shoot (or shoots) all inflorescences, as well as the solitary axillary flower have probably arisen." (PARKIN 1914: 559-560). Durch das Hinzutreten weiterer Blüten aus den der terminalen Blüte vorausgehenden Blattachseln, soll dann der erste Blütenstand zustandegekommen sein. Beispiele nennt PARKIN unter anderem aus den Familien der *Magnoliaceae*, *Calycanthaceae*, *Ranunculaceae* und vor allem aus der Gattung *Paeonia*. Ich habe versucht, die Gedankengänge PARKINs in einem Schema zusammenfassen, das auf einige der von ihm zur Erläuterung angeführten Beispiele und Zeichnungen Bezug nimmt, aber auch darüber hinausgeht (Abb. 1).

Für die Ausbildung sog. terminaler Einzelblüten lassen sich zahlreiche Beispiele aus dem Bereich der *Magnoliales* wie der *Dilleniales* anführen. Hier mögen für die *Magnoliaceae* nur Vertreter der Gattungen *Magnolia* und *Talauma* und aus dem Bereich der Dilleniales Arten der Gattungen *Paeonia* (*Paeoniaceae*), sowie Arten der Dilleniaceengattungen *Dillenia* (z.B. *D. indica*) und *Hibbertia* genannt sein. PARKIN war sich allerdings auch darüber im klaren, daß terminale Einzelblüten sich nachweislich auch durch Reduktion einer stärker verzweigten Infloreszenz ergeben können.

© Biologiezentrum Linz, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Abb.1. Schema zur Erläuterung der Hypothese PARKINs über die Phylogenie der Infloreszenzen (I-V), der Ableitung der Prolifikation (III-VI) und auf diesem Wege der Differenzierung eines Langtrieb-Kurztrieb-Systems (VI-VIII) mit sylleptischer (VI VII) und kataleptischer (VIII) Entwicklung blütentragender Kurztriebe (KT) an einem (diesjährigen oder vorjährigen) Langtrieb (LT).

Als Beispiel für die Ausbildung seitlicher Blüten aus den Achseln der der Terminalblüte vorausgehenden Blätter führt PARKIN neben anderen eine Reihe von *Paeonia*-Arten (*P moutan* = *suffruticosa*, *P officinalis*, *P albiflora* = *lactiflora*) an, die im Schema Abb.1 etwa durch den Schritt von Fig. I nach II berücksichtigt ist (vgl. PARKIN 1914: 529).

Die Hypothese PARKINs, daß am Anfang der Evolution der Blütenstände die terminale Einzelblüte zu sehen ist, paßt offensichtlich gut zu der weitgehend akzeptierten Auffassung, wonach wir die Blüte als einen Sproß oder Sproßabschnitt gestauchten und begrenzten Wachstums anzusehen haben, welcher die der geschlechtlichen Fortpflanzung dienenden und dementsprechend umgebildeten Blattorgane trägt. PARKINs Hypothese setzt jedoch voraus, daß zu Beginn der Evolution der Infloreszenzen diese Blüten bereits als weitgehend "fertige" Elemente vorhanden waren, die nun gewissermaßen für die Evolution der Infloreszenzen zur Verfügung standen. Es kann jedoch kaum Zweifel daran bestehen, daß die ersten Entwicklungsschritte in der Ausbildung von Blütenständen eng mit der Phylogenie der Blüte selbst verknüpft gewesen sein dürften.

RICKETT (1944: 215) wagte sogar die Behauptung "The inflorescence may be older than the flower" Gleich, ob wir diese Behauptung als übertrieben ansehen, müssen wir

© Biologiezentrum Linz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

doch zugeben, daß wir über die Evolution der Angiospermenblüte nach wir vor wenig wissen.

Ist die Frage nach den primitiven Infloreszenzformen somit eigentlich gar nicht beantwortbar? Sind wir - wie man heute so schön sagt - "überfragt"? (wobei man unausgesprochen dem Fragesteller die Schuld daran zuweist, daß man die Frage nicht beantworten kann). Selbst wenn wir aber derzeit nicht in der Lage sind, etwas über die Beschaffenheit der allerersten Blütenstände auszusagen,so spricht doch nichts dagegen, daß wir nicht wenigstens prüfen sollten, ob sich bei den sogenannten "primitiven" Angiospermenfamilien Hinweise zugunsten der Auffassung PARKINs oder zugunsten anderer Überlegungen finden lassen. Darüber hinaus lassen sich bei einer breit basierten Untersuchung und vergleichend-morphologischen Wertung von Infloreszenzen in vielen Fällen bestimmte Strukturen als "relativ ursprünglich" oder als "stärker abgeleitet" einstufen.

PILGER (1919: 72, 1922) macht in diesem Zusammenhang darauf aufmerksam, daß man bei Überlegungen zur Phylogenie der Blütenstände von der vegetativen Verzweigung ausgehen müsse und daß die Verzweigungsweise der Infloreszenzen von dieser herzuleiten sei. Er folgert daher: "Die primitive Form des Blütenstandes ist die "beblätterte" Rispe; erst die Trennung von Laub- und Blütenzweigen resp. von solchen Jahresabschnitten führt zu einer schärferen Begrenzung der Blütenstände" (1922: 21).

Demnach erscheint es gerechtfertigt, ohne die Frage nach den ersten Stadien der Infloreszenz-Evolution beantworten zu wollen, die Rispe als Zentraltypus betrachten, von dem sich die anderen Formen der Infloreszenzen morphologisch ableiten lassen - eine Ansicht, die schon von CELAKOVSKY (1892) vertreten wurde. Sie erscheint auch dadurch gestützt, daß nach der empirisch bewährten Infloreszenztypologie TROLLs (1964, 1969) die monotelen Infloreszenzformen, insbesondere Rispe und Thyrsoid als "ursprünglich" anzusehen sind, während vor allem die polytelen Infloreszenzen als abgeleitet gelten dürfen (vgl. auch WEBERLING 1981, 1983a). Diese morphologische Ableitung bedeutet nicht unbedingt zugleich auch eine phylogenetische Interpretation, schließt sie aber auch nicht aus, sofern Befunde in anderen Merkmalsbereichen dies zulassen.

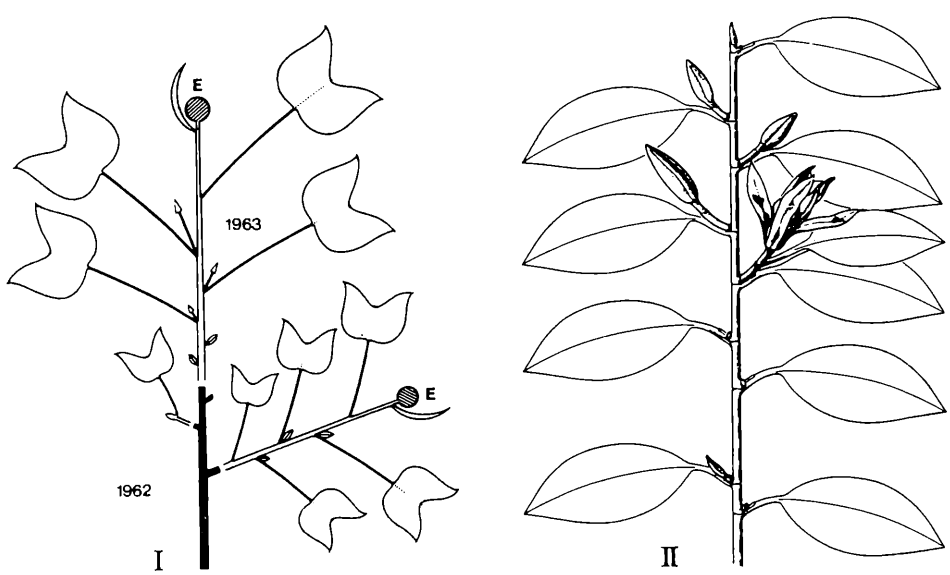

Abb. 2. I *Liriodendron tulipifera* L., zwei Sproßgenerationen (1962, 1963) mit terminalen Einzelblüten (Orig. W. TROLL), II *Michelia champaca* L. var. *alba* Zweig mit einblütigen Kurztrieben.

© Biologiezentrum Linz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Prüfen wir also, wie es sich mit dem Auftreten terminaler Einzelblüten oder Rispen und mit der Ausbildung monoteler und polyteler Infloreszenzen bei den Familien der als primitiv geltenden *Magnoliales* und *Dilleniales* im weiteren Sinne verhält!

Die *Magnoliaceae* haben wir wegen des häufigen, auch von PARKIN (1914) als Beleg für seine Auffassung herangezogenen Auftretens terminaler Einzelblüten bereits erwähnt. Wir brauchen die einzelnen Gattungen, vor allem aus der Gruppe der *Magnolieae* wohl nicht alle aufzuführen. Andererseits finden wir bei *Michelia champaca* (Abb.2 II) ausschließlich seitliche Blüten, denen ein oder zwei laubige Blätter vorausgehen. Obgleich ihre Tragblätter zur Blütezeit noch in voller Funktion sind, dürfen wir diese Blütentriebe wohl als einen ersten Schritt zur Ausbildung von Kurztrieben ansehen. Dieselbe Ansicht vertritt auch NOOTEBOOM (1985), der dasselbe allerdings auch für die in Blüten endenden Triebe von *Liriodendron* (Abb.2 I) behauptet, die nicht nur erheblich umfangreicher sind, sondern in den Achseln ihrer proximalen Blätter auch Knospen für die Fortsetzungstriebe tragen.

Abb. 3. I *Calycanthus occidentalis* HOOK & ARN., Blütentrieb mit Terminalblüte und zwei darunterstehenden axillären Einzelblüten. II *Calycanthus floridus* L., einblütige, mit Laubblättern ausgestattete Kurztriebe (lateral und terminal) an einem vorjährigen Langtrieb, dessen Laubblätter (die Tragblätter der lateralen Kurztriebe) bereits abgefallen sind (Orig. W. TROLL).

Als Beispiel für die an das Stadium der terminalen Einzelblüte Ausbildung eines einfachen Blütenstandes führt PARKIN neben den bereits genannten *Paeonia*-Arten auch *Calycanthus occidentalis* auf, an dessen Blütentrieben man oft eine dreiblütige (monotele) Infloreszenz beobachten kann (Abb.3 I).

© Biologiezentrum Linz, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Auf den ersten Blick erscheint bei *C. floridus* (Abb.3 II) nur die Anzahl der seitlichen Blüten weiter vermehrt. Bei näherer Betrachtung stellt sich jedoch heraus, daß die Tragblätter der seitlichen Blütenäste bereits abgefallen sind: es handelt sich um einen vorjährigen Langtrieb mit diesjährigen einblütigen Kurztrieben. Hier hat also bereits eine deutliche Differenzierung des holzigen Verzweigungssystems in Lang- und Kurztriebe stattgefunden. Noch mehr gilt dies für *Chimonanthes praecox*, bei dem die Kurztriebe keine Laubblätter mehr tragen.

Den vielerlei Merkmalen der *Calycanthaceae*, die als primitiv gelten, steht somit eine hochgradige Differenzierung des Verzweigungssystems gegenüber.

Als Kurztriebe sind auch die Blütentriebe von *Eupomatia laurina* (vgl. WEBERLING 1988: Fig. 3) anzusehen, deren Tragblätter zur Blütezeit meist längst abgefallen sind und die gewöhnlich nur Schuppenblätter aufweisen, während sie bei *E. bennettii* meist - aber nicht immer! - noch länger sind und eine größere Zahl von Laubblättern tragen.

Entsprechendes gilt für *Austrobaileya* (*Austrobaileyaceae*), *Degeneria* (*Degeneriaceae*) und *Idiospermum* (*Idiospermaceae*).

Abb. 4. *Illicium anisatum* L. I Blütentrieb, II einblütige Partialinfloreszenz (nach KÖHLER 1923).

Auch bei den *Illiciaceae* (*Illicium anisatum*, Abb.4) finden wir bei den meisten Arten Einzelblüten in den Achseln laubiger Tragblätter an einer vegetativ weiterwachsenden, also proliferierenden Hauptachse. Den Blüten geht hier eine Reihe von Schuppenblättern voraus, von denen eines oder mehrere (bei manchen Arten bis zu 4) Blüten tragen können.

© Biologiezentrum Linz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

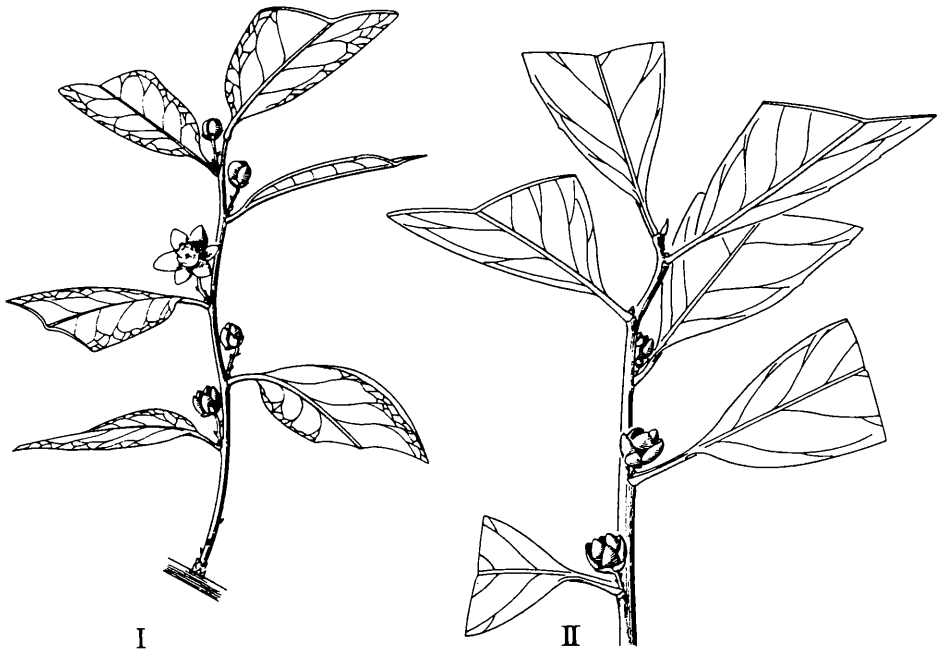

Abb. 5. Blütentriebe von I *Schisandra propinqua* (WALL.) BAILL. und II *Kadsura heteroclita* (ROXB.) CRAIB. (nach KING 1891).

Sie sind wohl am besten als Partialinfloreszenzen einer proliferierenden Synfloreszenz anzusprechen.

Die *Schisandraceae* (*Schisandra* und *Kadsura*) sind ebenfalls für das Auftreten von Einzelblüten in den Achseln laubig beblätterter Triebe bekannt (Abb. 5). Den Blüten gehen meist 1 bis zahlreiche Brakteen voraus (Abb. 6), die bei manchen Arten zum Teil fertil sein können. Bei manchen Arten werden sogar 3-5 blütige Botryoide gebildet. Bei *Schisandra chinensis* (Abb. 7) stehen die Blüten in den Achseln hinfälliger Knospenschuppen an der Basis einjähriger Triebe, die sich als Kurztriebe an vorjährigen Langtrieben entwickeln, später jedoch zu Langtrieben austreiben können. Bei der lianenartigen *Schisandra repanda* können die proliferierenden, aber gestaucht bleibenden Kurztriebe

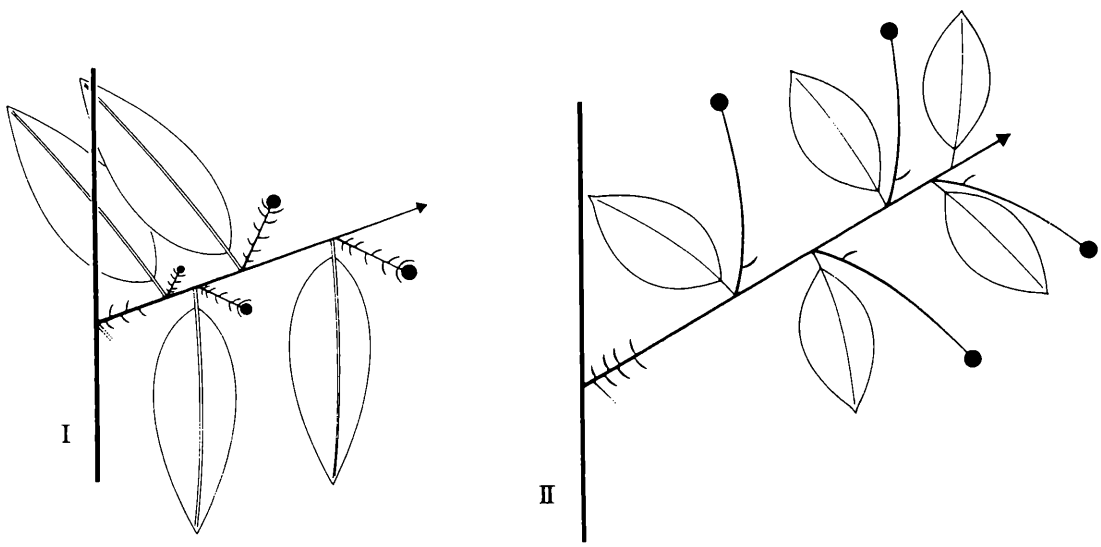

Abb. 6. Verzweigungsschemata blütentragender Kurztriebe von I *Schisandra axillaris* HOOK. f. & THOMS.(Brinkma 874a, L) und II *S. propinqua* (WALL.) BAILL. (D'Alleizette 67, cult., L).

© Biologiezentrum Linz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

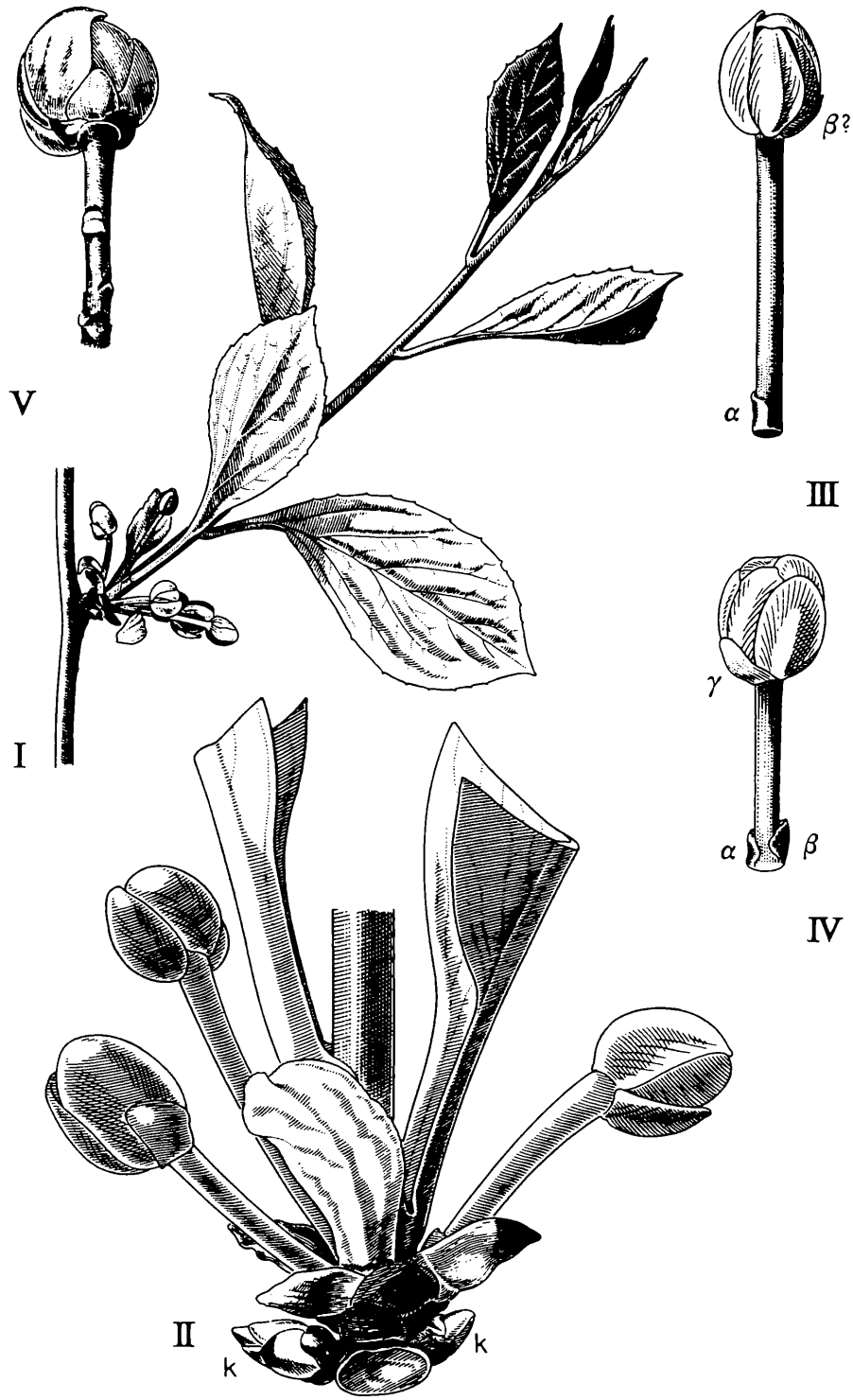

Abb. 7. I-IV *Schisandra chinensis* (TURCZ.) BAILL., I blühender, zum Langtrieb auswachsender Kurztrieb, II dessen Basis stärker vergr., III Blüte mit α- und β-Vorblatt, IV mit weiterer Braktee, V *Kadsura japonica* (L.) DUNAL, einblütiger Teilblütenstand mit zahlreichen Brakteen (Orig. W.TROLL).

sogar über mehrere Vegationsperioden abwechselnd Laubblätter und Schuppenblätter mit axillären Blüten hervorbringen.

Besonderes Interesse verdienen natürlich die durch primitive anatomische und Blütenmerkmale ausgezeichneten *Winteraceae*. Terminale thyrso-paniculate, also monotele Synfloreszenzen sind für alle Gattungen charakteristisch, die nach VINK (1985) in der

© Biologiezentrum Linz, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

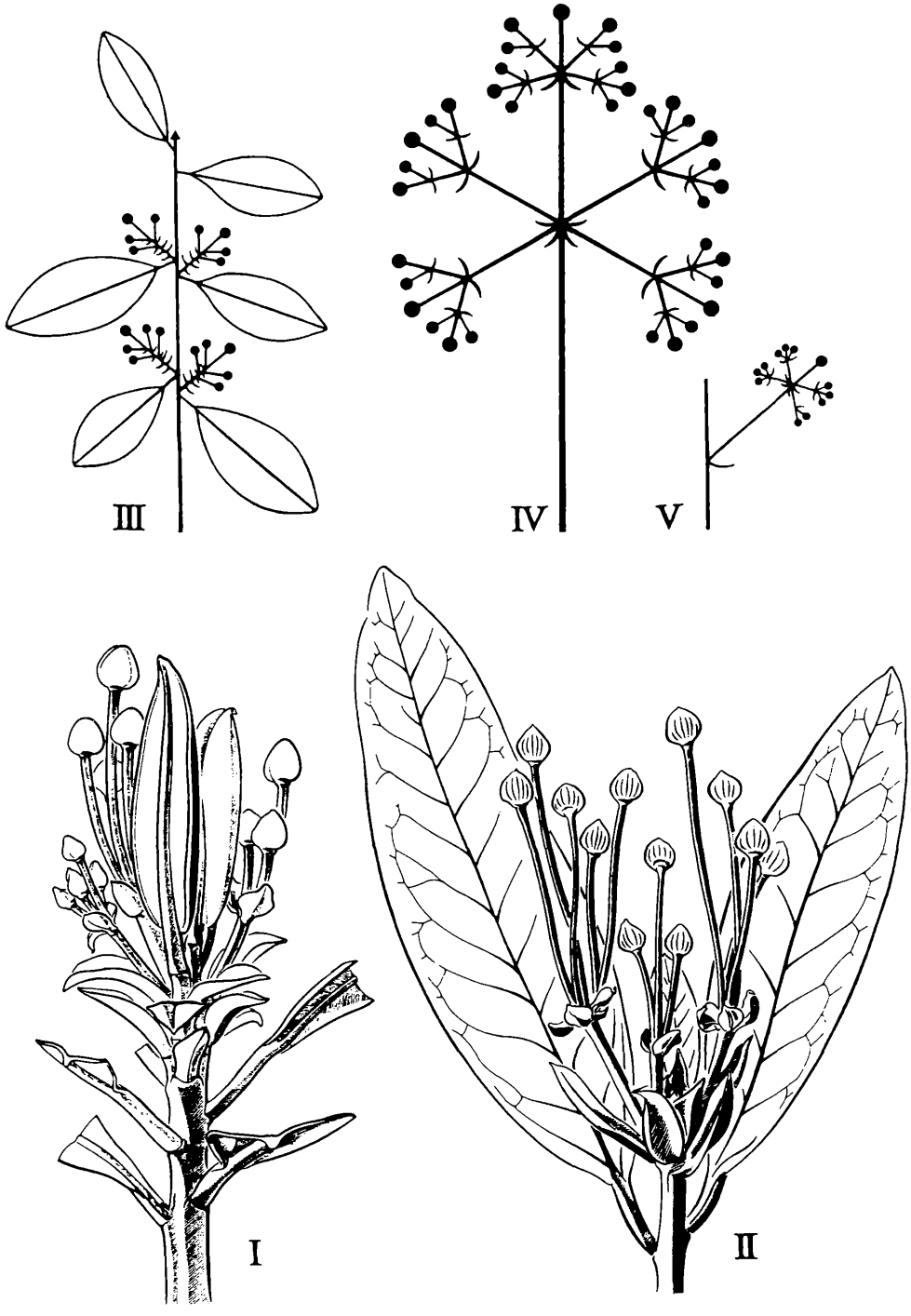

Abb. 8. *Winteraceae*. I, II *Drimys winteri* J.R. & G. FORST., proliferierende Infloreszenzen, in II ist die Terminalknospe an der Spitze des Blütenstandes gerade zu erkennen; III *Pseudowintera axillaris* (J. R. & G. FORST.) DANDY, Verzweigungsdiagramm eines Langtriebes mit blütentragenden Kurztrieben, IV *Zygogynum howeanum* (F. MUELL.) VINK [*Bubbia howeana* (F. MUELL.) VAN TIEGHEM; Hoogland & Craven 11049, TNG, CANB], IVa unterstes Parakladium bei einem anderen Herbarexemplar (van Balgooy 1111), nach Angaben von W. VINK.

© Biologiezentrum Linz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Gattung *Zygogynum* vereinigt werden, die am reichsten verzweigten wohl in den alten Gattungen *Bubbia* (Abb.8 IV, V) und *Belliolum*.

Demgegenüber schließt bei den *Drimys*-Arten (Abb.8 I,II) der Blütenstand nicht mit einer Terminalblüte ab, sondern kehrt zu vegetativem Wachstum zurück, was man als Prolifikation bezeichnet, was wir als abgeleitet betrachten. Bei *Drimys piperita* weisen die axillären Teilblütenstände der proliferierenden Synfloreszenz einen sehr komplizierten Bau auf, der erst von VINK (1970) durch ontogenetische Untersuchungen geklärt werden konnte. Bei *Pseudowintera axillaris* (Abb.8 III) hingegen ist das Verzweigungssystem wieder in vegetative Langtriebe und blütentragende Kurztriebe gegliedert. Die Kurztriebe können hier aus basalen Knospen sogar ein zweites Mal blühen.

Ein sehr breites Spektrum von Blütenstandsformen zeigen die *Monimiaceae* und die eng

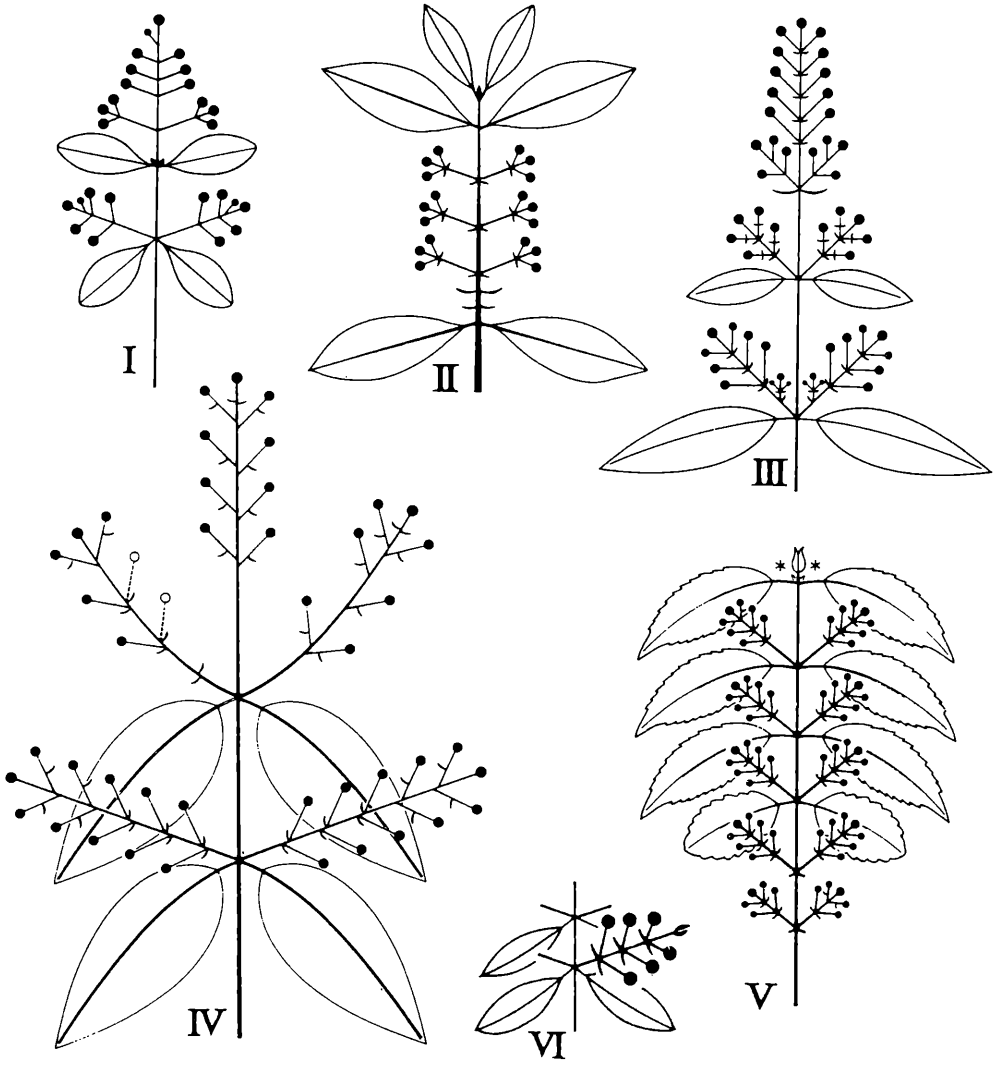

Abb. 9. *Monimiaceae* (I, II, IV-VI) und *Trimeniaceae* (III), Verzweigungsschemata der Infloreszenzen von I *Peumus boldo* MOL. (schematisiert nach PAX 1901: Abb. 65A), II *Mollinedia floribunda* TUL. (Weberling 6377, Rio de Janeiro, ULM), III *Piptocalyx moorei* OLIV. (Schodde 5119, New South Wales, CANB), IV *Palmeria scandens* F.v.MUELL. (Schodde 3573, New South Wales, CANB), V *Hedycarya angustifolia* A. CUNN. (Adams 2473, New South Wales, CANB), VI *Hortonia angustifolia* TRIMEN., Ausschnitt aus einer Synfloreszenz: mit Knospe abschließende Partialinfloreszenz in der Achsel eines laubigen Tragblattes.

© Biologiezentrum Linz, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

verwandten *Atherospermataceae* und *Trimeniaceae*, dabei gilt es zu beachten, daß die Formen männlicher und weiblicher Infloreszenzen mitunter stark voneinander verschieden sind (stark ausgeprägt z.B. bei *Epihippiandra myrtoidea*). Eindeutig monotele terminale Synfloreszenzen von rispenartigem Bau findet man bei *Peumus boldo* (Abb. 9 I) und der Trimeniacee *Piptocalyx moorei* (Abb.9 III). Die Synfloreszenz von *Palmeria scandens* (Abb.9 IV) ist demgegenüber durch eine auffällige Diskontinuität in der Verzweigung gekennzeichnet: einem terminalen botryoidalen Abschnitt gehen gleichfalls botryoidale Parakladien voraus. Diese lateralen Botryoide sind auch bei *Hedycarya angustifolia* (Abb. 9 V) ausgebildet, jedoch kehrt die Synfloreszenzachse vor Ausbildung des botryoidalen Endabschnittes zu vegetativem Wachstum zurück, was man mit TROLL (1960: 116) als Frühprolifikation bezeichnen kann. Ähnlich ist die Synfloreszenz von *Hortonia angustifolia* gebaut, bei der aber die Partialfloreszenzen auch in Knospen endigen können (Abb.9 VI), während sie bei *Hortonia floribunda* stets mit einer Terminalblüte abschließen. Frühprolifikation ist für die meisten Blütenstände der *Monimiaceae* und *Atherospermataceae* charakteristisch. In etwas anderer Ausprägung als bei *Hedycarya angustifolia* finden wir sie bei *Mollinedia floribunda* (Abb. 9 II). Bei dieser Art wurden nur triadische Teilblütenstände gefunden, bei anderen Arten (z.B. *M. gilgiana*) sind sie oft rispenartig ausgebildet. Noch stärker verarmt, nämlich einblütig, sind die Teilblütenstände bei dem von ENDRESS (1979) abgebildeten Blütentrieb von *Steganthera macooraia*, sie können hier aber nach anderen Angaben auch dreiblütig sein (PERKINS & GILG 1901: 53). Auch bei den zumeist proliferierenden Synfloreszenzen der *Atherospermataceae* reicht der Verzweigungsgrad von paniculat-thyrsoidalen bis zu einblütigen Parakladien, wie bei *Atherosperma moschatum*. Bei *Doryophora sassafras* hingegen tragen die proliferierenden Blütenstandsachsen axilläre dreiblütige Partialfloreszenzen, die allerdings unterhalb ihrer Terminalblüte jeweils ein Paar steriler Brakteen aufweisen und somit nicht als Triaden, sondern vielleicht als Reduktionsformen stärker verzweigter Systeme zu betrachten sind. Fast allen diesen Partialinfloreszenzen ist noch ein ebenso aufgebauter akzessorischer Teilblütenstand beigesellt (vgl. WEBERLING 1988: Fig. 19).

Eine andere Form der Reduktion kann man bei den axillären Partialinfloreszenzen in den proliferierenden Synfloreszenzen der *Siparuna*-Arten beobachten (Abb.10 III). Hier enden die Partialfloreszenzen - ähnlich wie für *Hortonia angustifolia* geschildert - in einer Knospe (Abb.10 I), aber schon nach Ausbildung des ersten Blütenpaares! Eine Kompensation erfolgt jedoch dadurch, daß an Stelle der beiden Einzelblüten ein monochasiales Verzweigungssystem gebildet wird (Abb. 10 II). Bei *Siparuna guianensis* und anderen Arten kann dieses Verzweigungssystem zunächst sogar dichasial sein!

Zur Ausbildung terminaler Einzelblüten kommt es bei Arten der Gattung *Tambourissa* (bzw. *Amborea*), so bei den weiblichen Blüten von *T. purpurea*. Auch bei *T religiosa* stehen die weiblichen Blüten des öfteren einzeln in terminaler Stellung, meistens dagegen ebenso wie die männlichen in Botryoiden. Bei *T. leptophylla* sind die Blüten beider Gechlechter in Botryoiden angeordnet. Diese Verhältnisse lassen darauf schließen, daß es sich bei den terminalen Einzelblüten dieser Gattung jedenfalls nicht um primäre Uniflorie handelt, wie sie von PARKIN (1914) als Ausgangspunkt der Infloreszenzentwicklung postuliert wird.

Bei manchen *Wilkiea*-Arten ist das Verzweigungssystem offenbar in Lang- und Kurztriebe differenziert. Jedenfalls stehen bei *W macrophylla* brakteose Botryoide in den Achseln laubiger Tragblätter oder an älteren Zweigen, an denen die Tragblätter bereits abgefallen sind (manchmal auch in terminaler Stellung). Es kommt auch vor, daß aus einer

© Biologiezentrum Linz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

älteren Blattachsel mehrere Botryoide hervorgehen. Sie können an ihrer Basis Blütentriaden oder sogar Botryoide zweiter Ordnung tragen. Bei *W wardelii* fanden wir sogar Rispen in terminaler Stellung.

Die Blütenstände von *Trochodendron aralioides* (*Trochodendraceae*) sind Botryoide, mitunter können sie an ihrer Basis auch zwei- oder dreiblütige Äste aufweisen, wodurch ihre Beziehung zu Rispen deutlich wird (vgl. NAST & BAILEY 1945). Die Terminalblüte kann gelegentlich fehlen, wir haben es dann mit einer monotelen Rumpfsynfloreszenz zu tun.

Bei *Euptelea* (*Eupteleaceae*), *Tetracentron* (*Tetracentraceae*), *Cercidiphyllum* (*Cercidiphyllaceae*) früher alle zu den *Trochodendraceae* gerechnet -sowie bei *Eucommia* (*Eucommiaceae*) ist die Blütenbildung auf Kurztriebe verlagert, die an vorjährigen Langtrieben gebildet werden und mitunter mehrere Vegetationsperioden hindurch Blütenstände hervorbringen können (Abb.11).

Ihre terminalen traubenartigen Infloreszenzen proliferieren bei *Euptelea* und *Eucommia*, die Innovation erfolgt aber jeweils durch eine subapikale Knospe (bei *Euptelea*

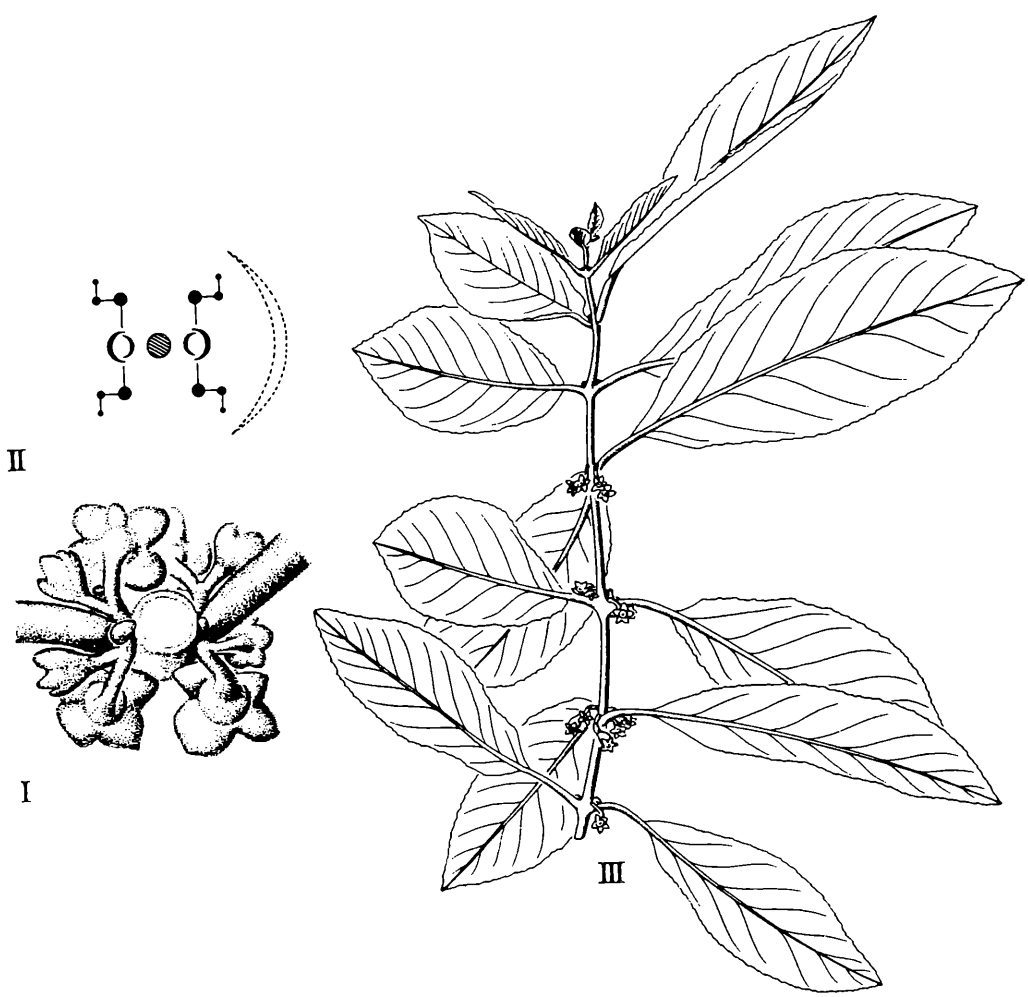

Abb. 10. *Monimiaceae. Siparuna apiosyce* (MART.) A. DC., proliferierende Infloreszenz (III), I Basis eines Blattwirtels mit einer Partialinfloreszenz in jeder Blattachsel in Aufsicht, der distale Teil der Infloreszenzachse abgeschnitten, II Diagramm zur Erläuterung der Verzweigung der Partialinfloreszenzen (Weberling 6456, Corcovado, Rio de Janeiro, ULM).

© Biologiezentrum Linz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

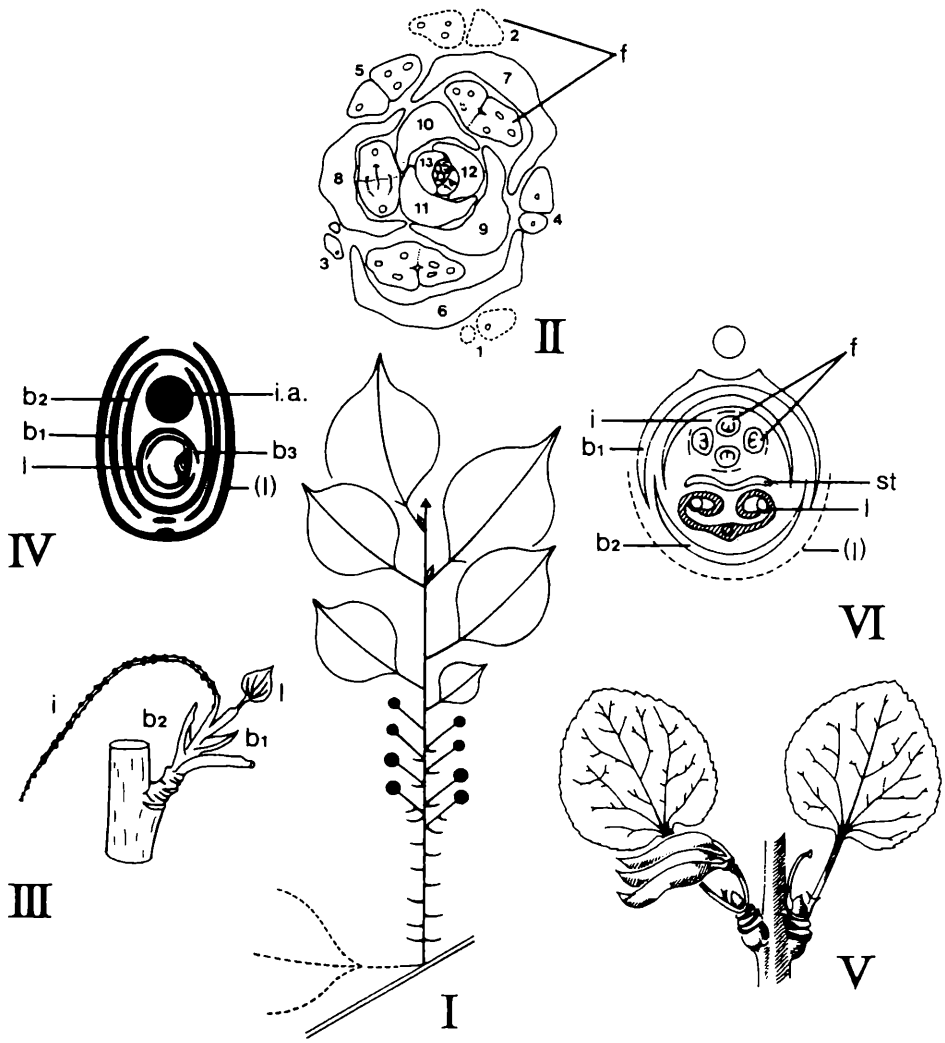

Abb. 11. I *Eupteleaceae*, *Euptelea polyandra* SIEB. & ZUCC., Verzweigungsschema eines blühenden Kurztriebes, das sich gleichermaßen auch auf *Eucommia ulmoides* beziehen kann, Internodien verlängert gezeichnet, abgefallenes Tragblatt gestrichelt angedeutet; II *Eucommiaceae*, *Eucommia ulmoides* OLIV., Querschnitt durch die Knospe eines blütentragenden Kurztriebs; III-IV *Tetracentraceae*, *Tetracentron sinense* OLIV., schematisierte Darstellung eines sich entfaltenden blütentragenden Kurztriebes, Internodien verlängert gezeichnet, IV Querschnittsdiagramm eines blütentragenden Kurztriebes; V, VI *Cercidiphyllaceae*, *Cercidiphyllum japonicum* SIEBOLD & ZUCC., V Knoten eines Langtriebes mit einem Paar abgeblühter Kurztriebe, VI Querschnittsdiagramm durch einen weiblichen Kurztrieb. Die arabischen Ziffern in II geben die Reihenfolge der aufeinanderfolgenden Brakteen an, l Laubblätter, (l) Rest (Basis) eines vorjährigen Laubblattes, b_1 - b_2 aufeinander folgende Brakteen, i Infloreszenz, ia Infloreszenzachse, f weibliche Blüte, st Stipel. (I nach ENDRESS 1964, II nach ECKARDT 1964a, III-IV nach NAST & BAILEY 1965, V nach SOLEREDER 1899, VI nach HARMS 1916).

© Biologiezentrum Linz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

gelegentlich 2). Dasselbe ist bei *Tetracentron* und *Cercidiphyllum* der Fall, bei denen die auch hier terminalen traubenartigen Infloreszenzen nicht proliferieren. Bei *Tetracentron* kann die traubenartige Infloreszenz mit einer Terminalblüte abschließen und erweist sich somit als monotel bzw. als monotele Rumpfsynfloreszenz. Im übrigen besteht vor allem zwischen *Tetracentron* und *Cercidiphyllum* einerseits und *Euptelea* und *Eucommia* andererseits eine erstaunliche Übereinstimmung im komplizierten Bau der Kurztriebe, der in vielen Einzelheiten stark fixiert zu sein scheint (im einzelnen vgl. die Angaben bei ECKARDT 1957, 1964a, ENDRESS, 1969, 1977, 1986, HARMS 1897, 1916, 1930, NAST & BAILEY 1945, 1946, SOLEREDER 1899).

Überblicken wir die bisher besprochenen Verwandtschaftskreise, so bieten sich nur wenige Fakten, die als Stütze der Überlegungen PARKINs - terminale Einzelblüte als Ausgangspunkt der Evolution der Infloreszenzen - angeführt werden können. Eher könnte man schon weitere Hinweise auf die Schlüssigkeit der Auffassung PILGERs - Rispe als Ausgangspunkt finden. Im ganzen läßt sich feststellen, daß wir bei fast allen Familien zahlreiche Beispiele für teilweise hochgradige Differenzierungen in der Ausbildung der Infloreszenzen finden (so auch gerade bei den Langtrieb-Kurztrieb-Systemen der zuletzt besprochenen Familien).

Eines allerdings darf festgestellt werden: die Blütenstände der bisher besprochenen Familien stellen sämtlich Varianten des primitiveren monotelen Typs dar (vielleicht bildet *Cercidiphyllum* die einzige Ausnahme).

Das gilt auch für die *Lauraceae*, mit Ausnahme der in ihrer Anpassung an eine parasitische Lebensweise ohnedies hochgradig spezialisierten Gattung *Cassytha* und vielleicht *Mezilaurus* (vgl. Abb.12 III, IIIa, IIIb). Davon abgesehen zeigen die Infloreszenzen der *Lauraceae* freilich mannigfache Abwandlungen und Spezialisierungen des monotelen Bauplans, so vor allem darin, daß Infloreszenzen in terminaler Position äußerst selten sind (vielleicht bei *Cinnamomum verum*, gelegentlich bei einzelnen Arten von *Ocotea* und *Nectandra*, auch *Persea*-Arten kommen in Betracht). Die blütentragenden Verzweigungssysteme finden sich somit fast ausnahmslos in axillärer Stellung, meist in den Achseln laubiger Blätter an einer proliferierenden bzw. zeitweilig oder auch für immer mit einer Laubknospe abschließenden Hauptachse. Dem von KUBITZKI & RENNER (1982: Fig.1) für *Aniba* erstellten Aufrißschema eines proliferierenden Hauptsprosses mit seitlichen, aus den Achseln brakteoser oder frondoser Blattorgane hervorgehenden Teilblütenständen kommt somit eine allgemeine Gültigkeit zu. Entsprechendes gilt übrigens für die *Canellaceae* (Abb.13). Im übrigen finden wir auch hier Langtrieb-Kurztrieb-Systeme, teils mit proliferierenden Kurztrieben (z.B. *Sassafras*, *Lindera*, *Laurus*, *Neolitsea*) oder bis hin zu doppeldoldig aussehenden Partialinfloreszenzen (*Litsea baractanensis* (Abb.15 II) oder unifloren kurztriebartigen Teilblütenständen (*Dodecadenia grandiflora* (Abb. 12 I). Die polytelen Infloreszenzen von *Cassytha* sind Trauben (über weitere Einzelheiten vgl. WEBERLING 1985).

Auch die *Gomortegaceae* (*Gomortega keule*) weisen axilläre Infloreszenzen, und zwar Botryoide (ob auch in terminaler Stellung?) auf. Auch hier sind die Infloresezenzen somit monotel.

Die Infloreszenzstrukturen der *Myristicaceae* zu untersuchen, ist wegen der Spärlichkeit geeigneten Materials und wegen seiner Konsistenz äußerst schwierig. Die auch hier stets axillären Blütenstände erwiesen sich bei *Horsfieldia* als monotele, thyrso-paniculate Systeme, bei anderen Gattungen - *Iryanthera* (*I. ulei*, *I. macrophylla*) - als eindeutig polytel.

© Biologiezentrum Linz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

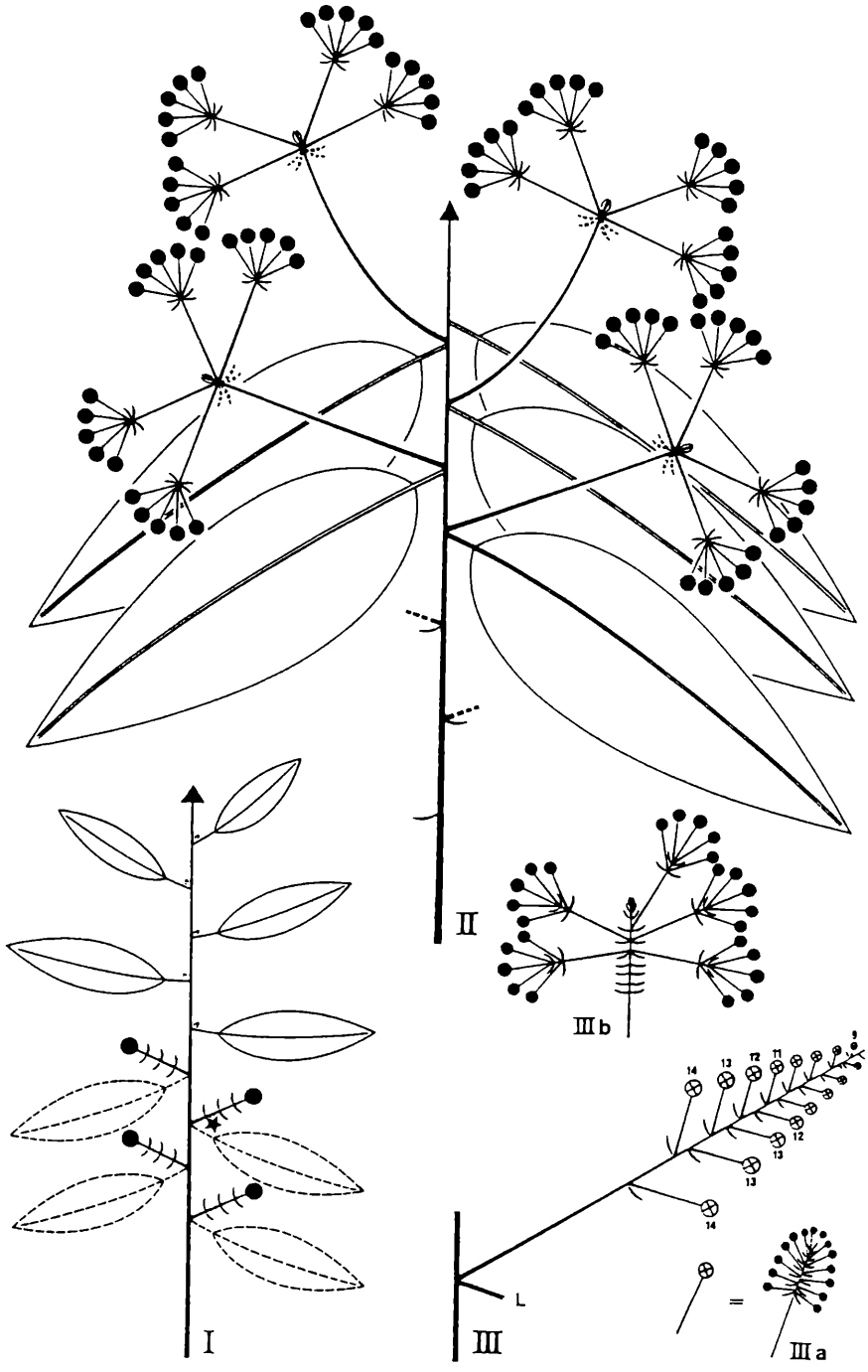

Abb. 12. *Lauraceae*. Verzweigungsschemata der Infloreszenzen von I *Dodecadenia grandiflora* NEES, laubig beblätterter Langtrieb mit kurztriebartigen unifloren Kurztrieben, deren Tragblätter bereits abgefallen sind, bei * verkümmerte Seitenblüte (Stainton 6559, E. Nepal, M); II *Litsea baractanensis* ELMER (Wenzel 2904, Philippinen, M); III *Mezilaurus* sp. (Revilla 1226, HBG), axilläre Partialinfloreszenz, deren Spitzenbereich in III b wiedergegeben ist, die mit einem + versehenen Kreise entsprechen Dolden (IIIa), deren Blütenzahlen in arabischen Ziffern angegeben sind.

© Biologiezentrum Linz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Auf Grund der Veröffentlichungen von W.J.J.O. DE WILDE (1991 und dort zitierte Arbeiten) und darauf basierender persönlicher Mitteilungen dürfen wir wohl konstatieren, daß die Infloreszenzen bei den meisten Gattungen dieser Familie nach dem polytelen Typ gebaut sind. Auch hier proliferiert die Synfloreszenzachse (Abb. 14 II) und durch eine Verzögerung der Anthese der axillären Teilblütenstände kann es zur Kauliflorie bzw. Ramiflorie kommen (Abb.14 I).

Abb. 13. *Canellaceae. Canella winterana* (L.) GAERTN. (= *C.alba* MURR.), Blütentrieb (Weberling, Teneriffa, cult.).

Ganz und gar polytel sind jedoch die Infloreszenzen der *Hernandiaceae*, wie aus Untersuchungen von KUBITZKI (1969) hervorgeht, deren Ergebnisse wir bestätigen können, es handelt sich stets um Dithyrsen oder Pleiothyrsen mit blind endender Synfloreszenzachse (vgl.z.B. KUBITZKI 1969, Abb. 2).

Da die *Annonaceae* zur Zeit im Mittelpunkt des Interesses stehen, will ich sie erst zum Schluß besprechen. Dabei ist zunächst festzustellen, daß die Untersuchungen von J. HOPPE und mir die früheren Ergebnisse von FRIES (1919, 1959 u.a.) über die Verzweigungsweise der Annonaceen-Infloreszenzen weitgehend bestätigt haben (vgl. HOPPE & WEBERLING 1992, im Druck).

© Biologiezentrum Linz, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

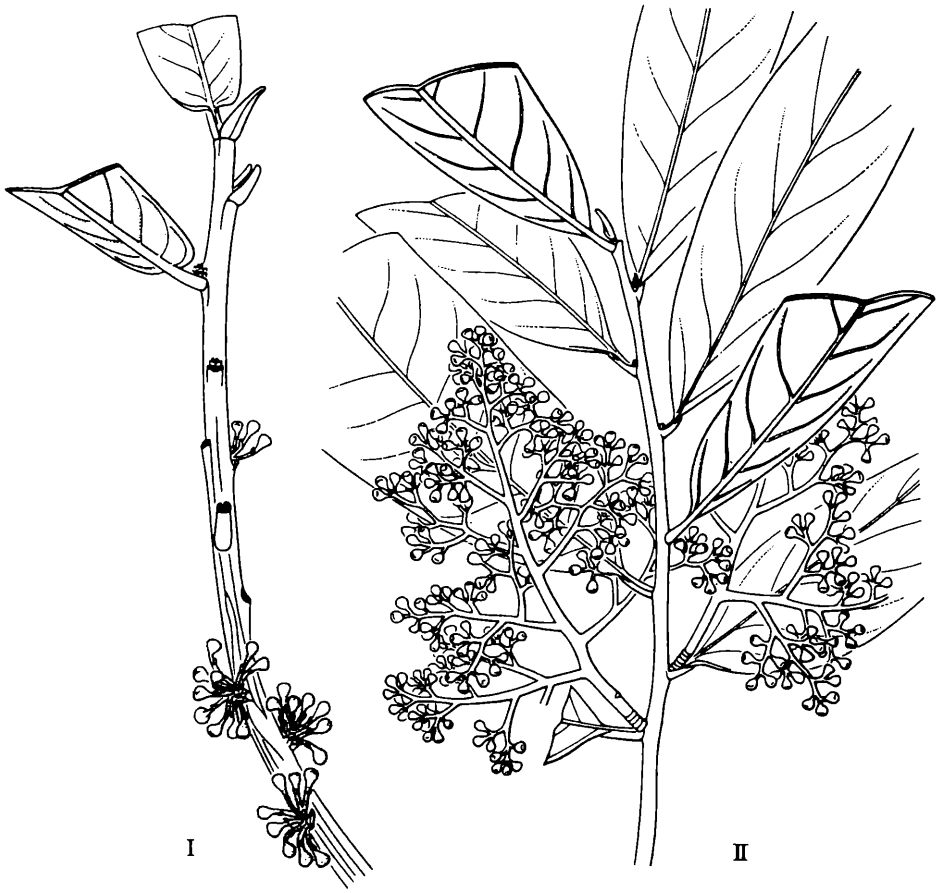

Abb. 14. *Myristicaceae*. I *Knema furfuracea* (HOOK. f. & THOMS.) WARB., Blütentrieb; II *Myristica bivalvis* HOOK.f., Ramiflorie (nach KING 1891).

Neu ist bei unserer Darstellung vor allem die stärkere Betonung der Vergleichsmöglichkeiten und - soweit es möglich war - die Berücksichtigung des gesamten Verzweigungssystems der blühenden Pflanzen. Dies ist beim morphologischen Vergleich ausschlaggebend und man darf sich bei der Ermittlung der gleichwertigen Strukturelemente somit nicht von solchen Blütenaggregationen ablenken lassen, die in irgendeiner auffälligen Weise - etwa durch ihre andersartige (brakteose) Beblätterung - als "Einheiten" aus dem übrigen Verzweigungssystem herausgehoben erscheinen und dann als "Infloreszenzen" miteinander verglichen werden! Das kommt schon bei der Charakterisierung des Verzweigungsmodus der Annonaceen-Blütenstände zum Ausdruck: Bei FRIES und anderen Autoren wird stets das Rhipidium als Grundelement der Infloreszenzen angesprochen, wir sagen: der Grundtyp der Verzweigung der Infloreszenzen ist ein Thyrsoid (ein Thyrsus mit Terminalblüte), bzw. ein Di- oder Pleiothyrsoid (Abb. 15 I, II), mit einer mehr oder minder großen Anzahl als Rhipidien ausgebildeter axillärer Teilblütenstände.

Dabei muß man - wie schon FRIES und andere Autoren betonen - der eigenartigen medianen Stellung der (adossierten) Vorblätter und der ihnen folgenden Brakteen Rechnung tragen, die abgesehen von einigen wenigen Taxa ein allgemeines Merkmal der Annonaceen-Blütenstände und vielfach auch ihrer vegetativen Verzweigung ist.

Mit der Feststellung, daß wir es mit Thyrsoiden zu tun haben, ist zugleich gesagt, daß die Infloreszenzen der *Annonaceae* nach dem monotelen Typ gebaut sind; Polytele haben wir auch hier nicht gefunden.

© Biologiezentrum Linz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

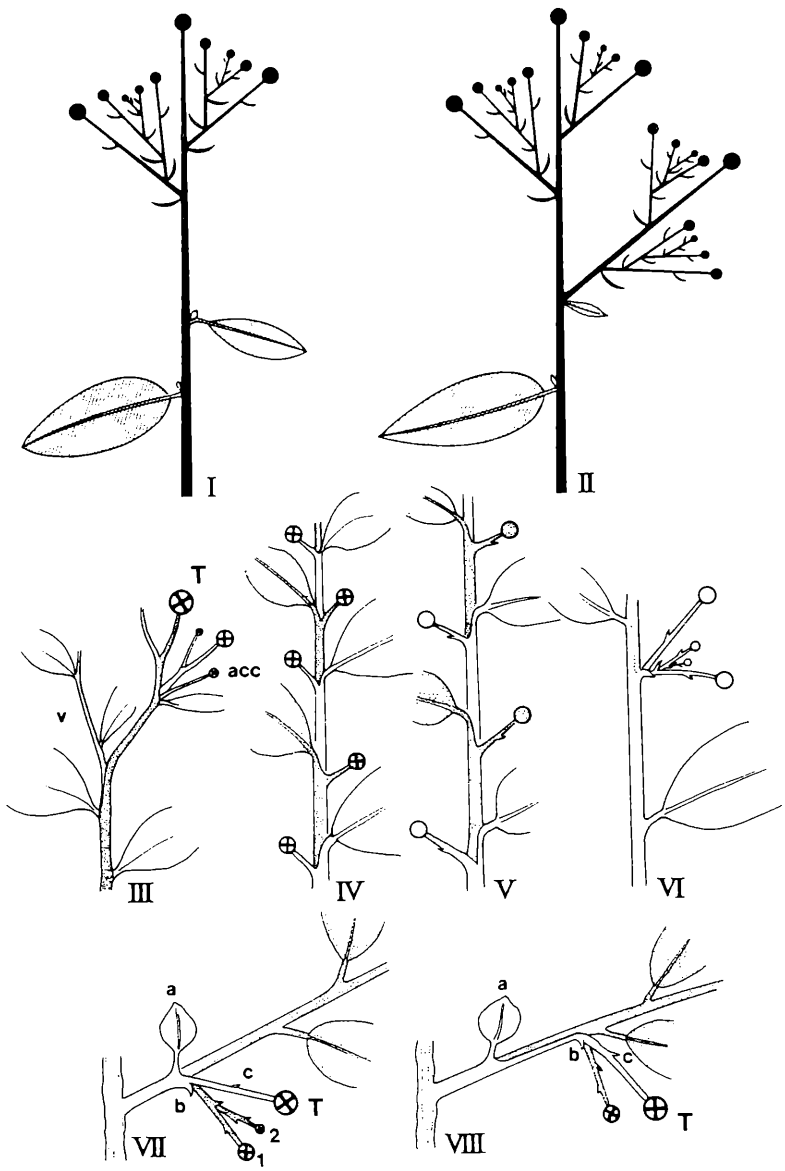

Abb. 15. *Annonaceae*. I Thyrsoid und II Dithyrsoid als Grundform der Blütenstandsverzweigung, III-VIII Lageveränderungen an Blütentrieben durch Übergipfelung sowie rekauleszente und konkauleszente Vereinigungen. III *Guatteria anomala* R. E. FRIES, v vegetativer Fortsetzungstrieb, der die Terminalblüte T übergipfelt, acc akzessorische Blüte unter dem lateralen Rhipidium; IV *Hornschuchia myrtillus* NEES; V *Oxymitra biglandulosa* SCHEFF.; VI *Cyathostemma hookeri* KING; VII, VIII *Annona amazonica* und *A. tenuipes* R.E.FRIES, Übergipfelung der Terminalblüte T durch einen aus der Achsel des Blattes a entspringenden Fortsetzungstrieb, der in VIII konkauleszent mit der Blütenstandsachse vereinigt ist, a-c die der Terminalblüte vorausgehenden laubigen oder brakteosen Blattorgane; die konsekutiven Verzweigungen ebenso wie in III-VII - durch unterschiedliche Tönung gegeneinander abgesetzt. I, II Orig., übrige nach FRIES (1939, 1919, 1950). Aus WEBERLING & HOPPE 1992.

Im einzelnen aber zeigen auch die Blütenstände der Annonaceae in vielfacher Hinsicht abgeleitete Merkmale. Die bekanntesten sind die metatopischen Verlagerungen einzelner Elemente, die schon von FRIES und anderen sorgfältig untersucht und fast ausnahmslos richtig interpretiert wurden. Abb.15 III-VIII zeigt die wichtigsten davon. In erster Linie kommen die Verlagerungen durch zwei Prozesse zustande: 1. die Übergipfelung terminaler

© Biologiezentrum Linz, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Blüten oder Infloreszenzen und 2. Abänderungen, die wir als konkauleszente Vereinigungen bezeichnen.

Dabei ist nun allerdings zu bemerken, daß die vor allem in der phytographischen Literatur für diese Verlagerungen verwendeten Begriffe - extra-axillär, supra-axillär, gegenständige Rhipidien usw. zwar manche Stellungsverhältnisse anschaulich beschreiben, aber namentlich dann, wenn sie in den systematischen Vergleich übernommen werden, nur Verwirrung stiften können und tatsächlich vorhandene Ähnlichkeiten verdecken. Das gilt auch für die Bezeichnung 'terminales Rhipidium'!

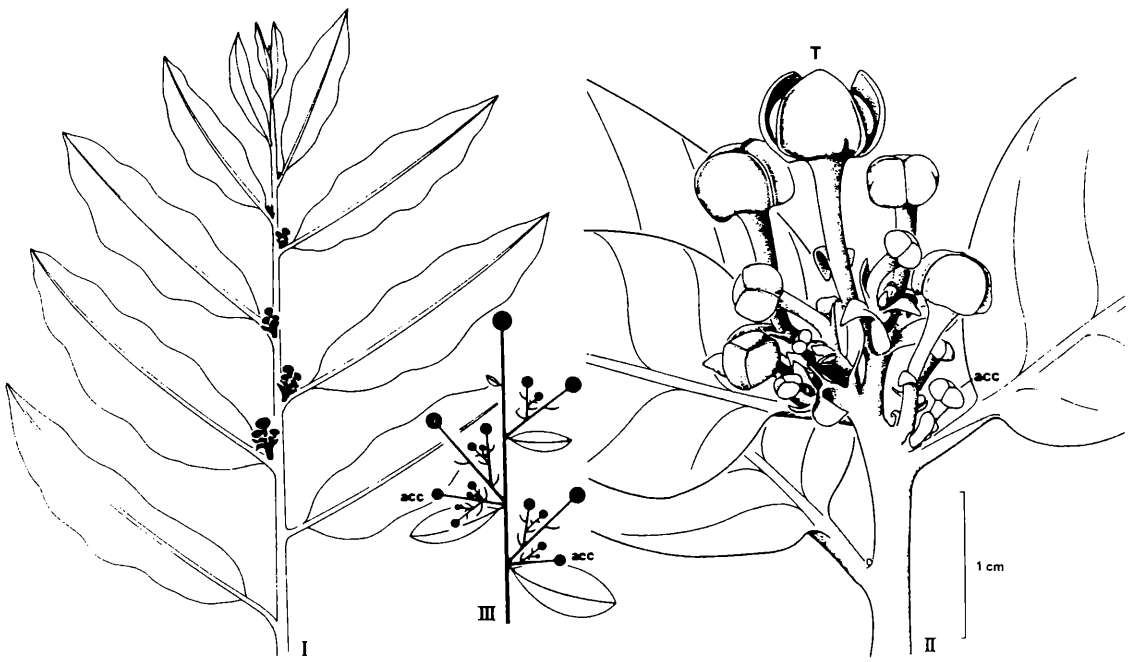

Abb. 16. *Annonaceae. Cananga odorata* (LAM.) HOOK. f. & THOMS., I proliferierende Infloreszenz mit dithyrsoidalen - kurztriebähnlichen - Teilblütenständen in den Achseln laubiger Tragblätter, II Teilblütenstand, III Verzweigungsschema desselben; T Terminalblüte, acc akzessorischer Blütentrieb. (Weberling 1990, Costa Rica, cult.). Aus WEBERLING & HOPPE 1992.

Als wichtige Abwandlungen der Grundform des Infloreszenzaufbaues können wir auch hier wieder finden:

1. Verarmung oder Vermehrung der Blütenzahl in den Rhipidien, so z.B. - als Verarmung - bei den "axillären Rhipidien" (besser: thyrsoidalen Partialinfloreszenzen!) von *Xylopia brasiliensis* und *Ubonopsis lindmani* oder die reichblütige Ausbildung des jeweils einzigen Rhipidiums in den terminaleren Thyrsoiden von *Uvaria mitrephora* (man vergleiche die betr. Abbildungen bei FRIES 1919), in einem anderen Extremfall die Verarmung thyrsoidaler Partialinfloreszenzen (bzw. Kurztriebe) zu Botryoiden, so bei *Mezzetia leptopoda*;

2. Verringerung (seltener Vermehrung) der Anzahl der rhipidialen Teilblütenstände in den thyrsoidalen Synfloreszenzen,

3. Prolifikation (*Cananga odorata* als vorzügliches Beispiel, Abb.16, aber auch *Xylopia frutescens*) und in Folge davon:

4. Differenzierung von Langtrieb-Kurztrieb-Systemen (im Übergang z.B. bei *Mezzetia leptopoda*) und

© Biologiezentrum Linz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

5. Kauliflorie (*Sagaraea thwaitesii*, Abb.17 I, II und *Duguetia stelechantha*, Abb.17 IV) und Flagelliflorie (z.B. Arten der Gattung *Monodora*, z.B. *M. crispata*, Abb. 17 III).

Ich bin - abgesehen von einigen Bemerkungen am Anfang - nicht weiter auf die Infloreszenzen der *Dilleniales* (+ *Theales*) eingegangen. Wir haben sie eingehend untersucht, die Ergebnisse aber noch nicht für eine Veröffentlichung zusammengestellt. Unsere Untersuchungen lieferten jedoch keine Befunde, die den hier an Hand der *Magnoliales* s.l. dargestellten Erkenntnisstand über "primitive Infloreszenzen" bei "primitiven Angiospermen" wesentlich verändern würden.

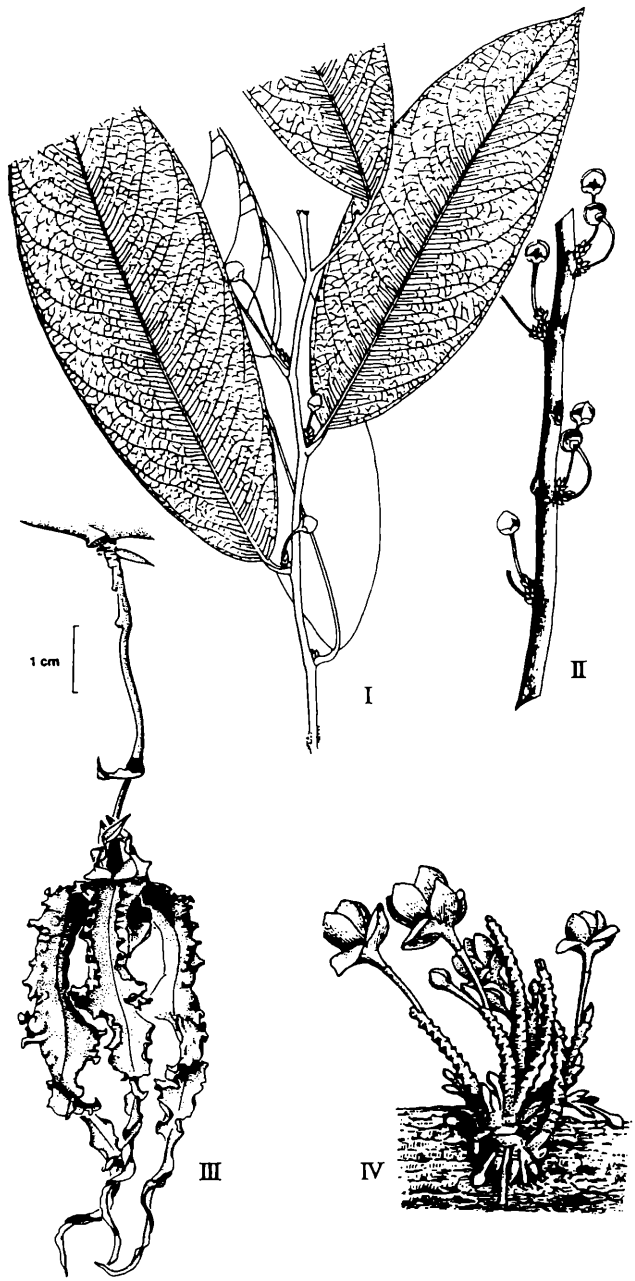

Abb. 17. *Annonaceae*. I, II *Sageraea thwaithesii* HOOK.f. & THOMS., I jüngerer und II älterer Abschnitt eines Blütentriebes, Übergang zur Ramiflorie (nach BEDDOME 1874); III *Monodora crispata* ENGL., flagellenartiger einblütiger Kurztrieb (BG. Utrecht); IV *Duguetia stelechantha* (DIELS) R. E. FRIES, kauliflore Infloreszenz (nach FRIES 1919). Aus WEBERLING & HOPPE 1992.

© Biologiezentrum Linz, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Ich kann somit nur wiederholen, was ich vor Jahren in Abwandlung eines bekannten Zitats (we need primitive Angiosperms urgently) sagte: We need primitive inflorescences, urgently!

Solange wir diese nicht haben, lohnt es dennoch, die uns zur Verfügung stehenden Angiospermengruppen zu untersuchen, die uns durch primitive Merkmale ausgezeichnet erscheinen, um wenigstens einige, sicherlich nur relative Maßstäbe für die Beurteilung von Evolutionstendenzen bei Blütenständen zu gewinnen. Und ich erinnere mich dabei an einen Auspruch meines Leidener Freundes Piet LEENHOUTS, der einmal sagte: "Je moet nooit denken, dat je het laatste woord hebt, dat hebt je toch meestals niet!"

Literatur

BAILEY, I.W. & SMITH A.C. (1942): *Degeneriaceae*, a new family of flowering plants from Fiji. - J. Arnold Arb. 23, 356-365, pls. I-V.

— , NAST G. & SMITH A.C. (1943): The family *Himantandraceae*. - J.Arnold Arb. 24, 190-206, pls. I-VI.

BAILLON, H.E. (1869): Histoire des plantes, vol. I, 289-295, Paris.

BEDDOME, R.H. (1874): Icones Plantarum Indiae orientalis or Plates and Descriptions of new and rare Plants from Southern India and Ceylon, Vol. I., Madras.

BLAKE, T.S. (1972): *Idiospermum* (*Idiospermaceae*) a new genus and family for *Calycanthus australiensis*. - Contrib. Queensland Herb. No. 12.

BUCHHEIM, G. (1964): *Magnoliales*. In: H. MELCHIOR (ed.), A.ENGLER'S Syllabus der Pflanzenfamilien, 12th ed., vol. 2., Berlin.

CANDOLLE, A.P., De (1827): Organographie végétale, ou description raisonnée des organes des plantes, Paris.

CELAKOVSKY, L.F. (1892): Gedanken über eine zeitgemässe Reform der Theorie der Blütenstände. Bot. Jahrb. Syst. 16, 33-51.

CROFT, J.R. (1978): *Himantandraceae*. - In: J.S. WOMERSLEY (ed.), Handbook of the flora of Papua New Guinea 1, 126-128, Univ. Press, Melbourne.

DIELS, L. (1919): Über die Gattung *Himantandra*, ihre Verbreitung und ihre systematische Stellung. - Bot. Jahrb. Syst. 55, 126- 134.

ECKARDT, Th. (1957): Zur systematischen Stellung von *Eucommia ulmoides*. - Ber. Deutsch. Bot. Ges. 69, 487-498.

— (1964a): Some observations on the morphology and embryology of *Eucommia ulmoides* OLIV. - J. Indian Bot. Soc. 42A, 27-34.

— (1964b): Die natürliche Verwandtschaft der Blütenpflanzen. - Umschau 64, 496-502.

EICHLER, A.W. (1875/1878): Blüthendiagramme, 2 vols, Leipzig.

ENDRESS, P.K. (1969): Gesichtspunkte zur systematischen Stellung der Eupteleaceen (*Magnoliales*). Berichte Schweizer Bot. Ges. 79, 229-278, pls. I and II.

— (1977): Über Blütenbau und Verwandtschaft der *Eupomatiaceae* und *Himantandraceae* (*Magnoliales*). - Ber. Deutsch. Bot. Ges. 90, 83-103.

— (1979): A second species of *Steganthera* (*Monimiaceae*) from Australia. - Blumea 25, 315-318.

— (1986): Floral structure, systematics, and phylogeny in *Trochodendrales*. - Ann. Missouri Bot. Gard. 73, 279-324.

— & SAMPSON F.B. (1983): Floral structure and relationships of the *Trimeniaceae* (*Laurales*). - J. Arnold Arb. 64, 447-473.

FRIES, R.E. (1911): Ein unbeachtet gebliebenes Monokotyledonenmerkmal bei einigen *Polycarpicae*. - Ber. Deutsch. Bot. Ges. 29, 293-301.

© Biologiezentrum Linz, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

— (1919): Studien über die Blütenverhältnisse bei der Familie *Annonaceae*. - Acta Horti Berg. 6, 3-48.

— (1941): Neue amerikanische Annonaceen. - Acta Horti Berg. 13, 103-116.

— (1949): Sobre la cauliflorí a en la familia de las Anonáceas. - Lilloa 16, 251-261.

— (1959): *Annonaceae*. In: ENGLER A. & PRANTL K., Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2nd ed. (ed. H. MELCHIOR), Vol. 17a II. Duncker & Humblot, Berlin.

GILG, E. & SCHLECHTER R. (1919): Über zwei pflanzengeographisch interessante Monimiaceen aus Deutsch-Neu-Guinea. - Bot. Jahrb. Syst. 55, 195-201.

HARMS, H. (1897): Über die Stellung der Gattung *Tetracentron* OLIV. und die Familie der Trochodendraceen. - Ber. Deutsch. Bot. Ges. 15, 350-360.

— (1916): Über die Blütenverhältnisse und die systematische Stellung der Gattung *Cercidiphyllum*. SIEB. et ZUCC. - Ber. Deutsch. Bot. Ges. 34, 272-283, pl. V.

— (1930): *Eucommiaceae*. - In: ENGLER A. & PRANTL K, (eds.), Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl., Vol. 18a, 348-351. - Verlag Engelmann, Leipzig.

HOOKER, J.D. (1886): *Xylopia stenopetala*. - Icon.pl. 16, pl. 1563.

KING, G. (1891): The species of *Myristica* of British India. - Ann. Roy. Bot. Gard. 3, 275-331, pls. 106-174.

KUBITZKI, K. (1969): Monographie der Hernandiaceen. - Bot. Jahrb. Syst. 89, 78-148.

MONEY, L.L., BAILEY I.I. & SWAMY B.G.L. (1950): The morphology and relationships of the *Monimiaceae*. - J. Arnold Arb. 31, 372-404.

MÜLLER-DOBLIES, D. & WEBERLING F. (1984): Über Prolepsis und verwandte Begriffe. - Beitr. Biol. Pflanzen 59, 121-144.

NAST, Ch.G. & BAILEY I.W. (1945): Morphology and relationships of *Trochodendron* and *Tetracentron*. II. Inflorescence, flower and fruit. - J. Arnold Arb. 26, 267-276.

— & — (1946): Morphology of *Euptelea* and comparison with *Trochodendron*. - J. Arnold Arb. 27, 186-192.

NICELY, K.A. (1965): A monographic study of the *Calycanthaceae*. - Castanea 30, 38-81.

NOOTEBOOM, H.P. (1985): Notes on *Magnoliaceae* with a revision of *Pachylarnax* and *Elmerrillia* and the Malesia species of *Manglietia* and *Michelia*. - Blumea 31, 65-121.

NORDHAGEN, R. (1937): Studien über die monotypische Gattung *Calluna* SALISB. I. Bergens Museums Arbok 1937, Naturvid. Rekke, Nr. 4.

PARKIN, J. (1914): The evolution of the inflorescence. - J. Linn. Soc. Bot. 42, 511-563.

PAX, F. (1891a): *Monimiaceae*. Pp. 94-105. In: ENGLER A. & PRANTL K. (eds.), Die natürlichen Pflanzenfamilien, III. Teil, 2. Abt. Leipzig.

— (1891b): *Hernandiaceae*. Pp. 126-129. In: ENGLER A. & PRANTL K. (eds.), Die natürlichen Pflanzenfamilien, III. Teil, 2. Abt. Leipzig.

PERKINS, J. & GILG E. (1901): *Monimiaceae*. In: ENGLER A. (ed.), Das Pflanzenreich IV. 101. Reprint 1960. Verlag Engelmann, Berlin.

— & — (1925): Übersicht über die Gattungen der *Monimiaceae* sowie Zusammenstellung der Abbildungen und der Literatur über die Arten dieser Familie bis zum Jahre 1925. - Verlag Engelmann, Leipzig.

PILGER, R. (1921): Bemerkungen zur phylogenetischen Entwicklung der Blütenstände. - Ber. d. Freien Vereinigung für Pflanzengeographie und systematische Botanik für das Jahr 1919, Berlin (1921).

— (1922): Ueber Verzweigung und Blütenstandsbildung bei den Holzgewächsen. Bibliotheca Botanica, Originalabhandlungen aus dem Gesamtgebiete der Botanik, Heft 90 (Stuttgart).

PRANTL, K. (1891): *Myristicaceae*. Pp. 40-42. - In: ENGLER A. & PRANTL K. (eds.), Die natürlichen Pflanzenfamilien, III. Teil, 2. Abt. Leipzig.

RICKETT, H.W. (1944): The classification of inflorescences. - Bot. Rev. 10, 187-231.

ROYEN, P. van (1962): Sertulum Papuanum 6. *Himantandraceae*. - Nova Guinea Botany 9, 127-135.

© Biologiezentrum Linz, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

SCHODDE, R. (1969): A monograph of the family *Atherospermataceae* R. Br. Ph.D. thesis, University of Adelaide.

— (1970): Two new suprageneric taxa in the *Monimiaceae* alliance (*Laurales*). - Taxon 19, 324-328.

— (1983): A new genus in the *Monimiaceae* alliance (*Laurales*). - Parodiana 2, 298-305.

SINCLAIR, J. (1968): Florae Malesianae Precursores - XLII. The genus *Myristica* in Malesia and outside Malesia. - Gardens' Bull, Singapore 23.

SMITH, A.C. (1943): Taxonomic notes on the Old World species of *Winteraceae*. - J. Arnold Arb. 24, 119-164.

— (1947): The families *Illiciaceae* and *Schisandraceae*. - Sargentia 7, Arnold Arboretum, Jamaica Plain, Massachusetts.

SOLEREDER, H. (1899): Zur Morphologie und Systematik der Gattung *Cercidiphyllum* SIEBOLD et. ZUCC., mit Berücksichtigung der Gattung *Eucommia* OLIV. - Ber. Deutsch. Bot. Ges. 17, 387-406, pl. XXVIII.

ST. HILAIRE, A.F.C.P. de (1840): Leçons de botanique comprenant principalement la morphologie végétale. - Paris.

TAKHTAJAN, A. (1959): Die Evolution der Angiospermen (German translation by W. HÖPPNER). Jena.

TROLL, W. (1964/1969): Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Bd. I (1964), II/1 (1969), Jena.

— & WEBER H. (1957): Morphologie einschließlich Anatomie. - Fortschr. Bot. 19, 18-27.

TUCKER, S.C. (1959): Ontogeny of the inflorescence and the flower in *Drimys winteri* var. *chilensis*. Univ. Calif. Publ. Botany 30(4), 257-336.

TULASNE, L.R. (1855/1856): Monographia Monimiacearum. - Archives du Mueséum d'Histoire Naturelle (Paris) 8.

UPHOF, J.C.Th. (1959a): *Eupomatiaceae*. - In: ENGLER A. & PRANTL K., Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl. (ed. H. MELCHIOR), 17a II, 173-176, Duncker & Humblot, Berlin.

— (1959b): *Myristicaceae*. Pp. 177-220. - In: ENGLER A. & PRANTL K., Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl. (ed. H. MELCHIOR) 17a II, Duncker & Humblot, Berlin.

VINK, W. (1970): The *Winteraceae* of the Old World. I. *Pseudowintera* and *Drimys*. Morphology and taxonomy. - Blumea 18, 225-354.

— (1977): The *Winteraceae* of the Old World. II. *Zygogynum*. Morphology and taxonomy. - Blumea 23, 219-250.

— (1983): The *Winteraceae* of the Old World. IV. The species of *Bubbia*. - Blumea 28, 311-328.

— (1985): The *Winteraceae* of the Old World. V. *Exospermum* links *Bubbia* to *Tygogynum*. - Blumea 31, 39-55.

WAGNER, R. (1922): Über die Existenz anisophyller Monimiaceen. Akad. Wiss. Wien, Sitzung d. Math.-Naturw. Kl., Akademischer Anzeiger Nr. 8-9, 1-2.

— (1942): *Glossocalyx zenkeri* n. sp., eine anisophylle Monimiacee. - Botan. Archiv 44, 1-7.

WARBURG, 0. (1897): Monographie der Myristicaceen. - Nova Acta, Abh. Kais. Leip.-Carol. Deutsch. Akad. 68, 1-680.

WEBERLING, F. (1981): Morphologie der Blüten und der Blütenstände. - Ulmer, Stuttgart.

— (1982): Current problems of modern inflorescence morphology. - Austral. Syst. Bot. Soc. Newsletter No. 30, 5-21.

— (1983a): Evolutionstendenzen bei Blütenständen. - Abh. Akad Wiss. Lit. Mainz, Math.-Naturw. Kl. Jg. 1983, Nr. 1.

— (1983b): Fundamental features of modern inflorescence morphology. - Bothalia 14, 917-922.

— (1985): Zur Infloreszenzmorphologie der *Lauraceae*. - Bot. Jahrb. Syst. 107, 395-414.

— (1988): Inflorescence structure in primitive Angiosperms. - Taxon 37, 657-690.

© Biologiezentrum Linz, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

— & HOPPE, J., (1992): Comparative morphological evaluation of inflorescence characters in *Annonaceae*. - (Im Druck).

WILDE, W.J.J.O., DE (1979): New account of the genus *Knema* (*Myristicaceae*). - Blumea 25, 321-478.

— (1991): The genera of *Myristicaceae* as distinguished by their inflorescences, and the description of a new genus, *Bicuiba*. - Beitr. Biol. Pflanzen 66, 95-125.

WILLIAMS, K.A.W. (1979/1980): Native plants of Queensland. - Brisbane.

Adresse des Autors: Prof. Dr. FOCKO WEBERLING, Abteilung Spezielle Botanik (Biologie V) der Universität Ulm, Albert-Einstein-Allee 11, W-7900 Ulm, BRD.